甘藍及結球白菜之結球生理

廖芳心　　　　洪立　黃涵

桃園區農業改良場　　　　國立台灣大學園藝系

摘要

甘藍、結球白菜、結球萵苣均爲重要葉菜類蔬菜，但其生長模式與一般葉菜類不同。先是外葉的生長，而後由內葉形成葉球，因此外葉與內葉之性質不同。外葉爲光合作用之器官，葉球則是糖之貯藏器官，故其生長模式與果菜類較爲類似。

結球葉菜類自播種至結球到採收可分成四個時期，第一期爲初期生長期，相當於育苗期；第二期爲外葉生長期；第三期爲內葉分化期，即葉球形成期；第四期爲葉球成長期，即葉球肥大期。

影響葉球形成及其肥大之因子很多。在形態上，由於葉型，葉面積之改變，促使葉之彎曲生長與葉球之形成。在解剖上可見結球初期生長點形態上之變化。

外葉是光合作用之器官，除去外葉會影響葉球之形成與肥大外，光線不足，溫度升高亦均會影響葉球之大小。

無機營養中，氮與鈣在整個植株生長期均占重要角色，鉀在第一及第三生長期需要較多，磷、鎂、硫則僅在第一生長期較爲需要。氮肥太多會影響葉球之形成，氮在外葉之含量約在2-3%之間且糖／氮比在5～15間最有利於結球。

由於結球生理之了解，可作爲結球葉菜類栽培技術之改進及育種選拔之指標。

前言

甘藍(*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.)，結球白菜(*Brassica rapa* L. Pekinensis group)，萵苣(*Lactuca sativa* L.)，在蔬菜分類上均屬於葉菜類，但其生長模式與一般葉菜類不同，就是會結球，而這球是由葉片構成，但是其性質與外葉不同。由於葉球質地脆嫩，且容易運輸，又富含維他命及礦物質，且烹調方便，近年來栽培面積日漸增加，而其重要性日益受到重視，甘藍及結球白菜在台灣栽培面積爲8,970及7,819公頃，占蔬菜生產之第4位及第5位，是極重要之蔬菜(4)。

栽培結球葉菜類，主要目的爲收穫其球，因此能不能結球影響產量及收益甚大。由進化之觀點來看，結球葉菜類均是由不結球之野生種進化而來。不結球之白菜、甘藍、萵苣原產於較溫暖的南方，原爲一年生作物，當被引入較冷之北方栽培，遇到寒冷就需產生保護頂芽

之構造以過冬，因此有了結球現象，人們利用其結球當作栽培蔬菜，且又將此種變種引入南方，因此在較溫暖之氣候下，結球葉菜類不易結球[2]。雖然經過育種家多年的選育，現在已有適合南方冬天栽培或夏天高冷地栽培之品種，但於高溫下結球障礙原因尚未克服。本文乃介紹其生長模式及影響結球之因子，藉以了解結球生理，以作為結球葉菜類栽培技術之改進及育種選拔之指標。

甘藍生育期及形態變化

結球葉菜類自播種至結球採收可分成四個時期。甘藍播種後三日，子葉完全展開為心臟形，此時第一對本葉亦開始出現，但未展開，至第八日，第一對本葉在子葉節上對生，與子葉成十字型排列，至此時發芽完成。發芽期為胚生長成幼芽的過程，主要靠種子中儲藏的養分長出幼根、胚軸及子葉，本葉展開後才能行光合作用獨立生活而由幼芽生長進入幼苗生長。幼苗期繼續發生本葉，但其為互生，葉序排列為3/8，至此時期共有5片本葉，這些葉片對外葉之發生有貢獻，但與結球無關，早期即停滯不長或死亡，此階段為初期發育期，即相當於育苗期。

定植後，葉片快速發育且葉面積加大，且其葉片之長與寬之比約為1，這些葉片對球之形成有貢獻，此時期稱為外葉發育期。

定植七週後，葉片內屈，且葉形較長，生長較慢，此時期稱為內葉分化期。而後生長點停止生長，株高不再長高，葉片快速發育充填於內形成葉球，此時期稱為球之肥大期[1]。

我們亦於79年10月23日播種，11月19日定植於台大精密溫室，調查甘藍生長周期鮮重之變化，結果如圖一所示定植八週後內葉重量快速增加，而外葉則維持恆定，故此期間甘藍開始球之形成，而圖2之乾重變化亦有相似之曲線，由圖 3葉片數目變化之圖亦可見定植八週後，葉片數目快速增加，尤其內葉數目快速增加，而外葉一直維持一定之數目。因此由外葉發育期改變成結球形態，葉數快速增加而有抱含現象才能形成葉球，而此時期葉形長寬比趨近於1而促使葉之彎曲生長，葉面積加大而使內葉快速生長而使形成葉球。由圖4甘藍球高及球徑之變化，則定植後第九週球高即長成，之後則為球之充填而向橫徑生長。因此內葉分化期與球之肥大期為決定結球產量之重要因子。

結球發育過程莖頂之解剖

莖頂對於植物地上部份器官的數量和分化方向起著決定性的作用，陳機等人研究結球白菜發育過程中頂端結構之改變[3]。在胚芽期，外面是一層原套細胞排列整齊，呈長方形，有少數細胞發生垂周分裂。原體是包圍在原套內原生質極濃之細胞。幼苗期原體中靠近原套之細胞開始平周分裂而產生亞外套。在頂端分生組織下緣，有一弧形帶的細胞開始橫分裂，而產生形成層狀細胞區，而原體細胞進行各項分裂形成中央母細胞區。外葉生長期，苗端是典

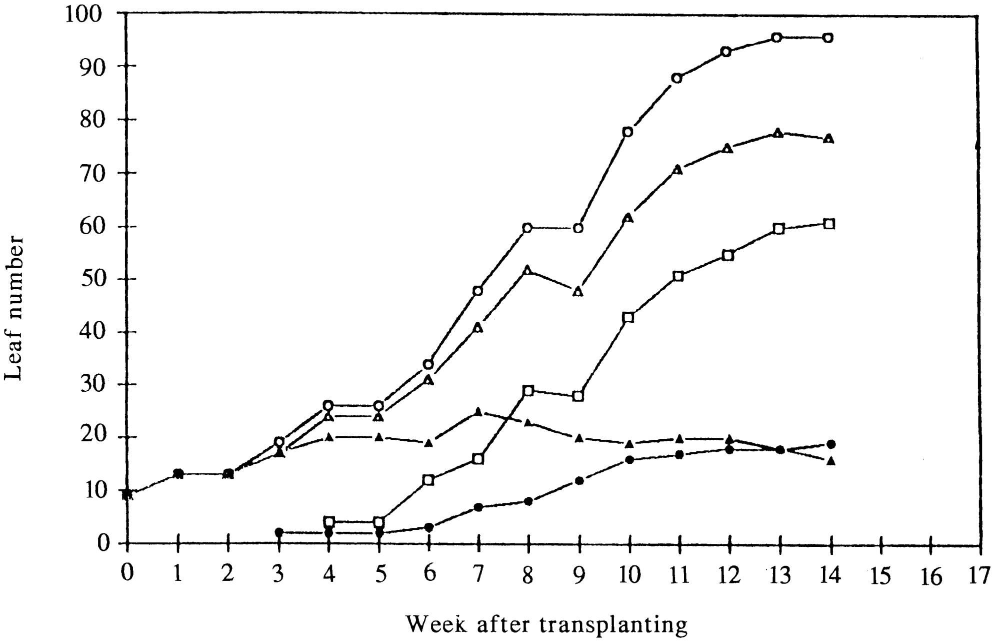


圖1：甘藍生長期葉數變化(○全葉數 △存活葉數 □內葉數 ▲外葉數 ●落葉數)

Figl. The change of leaf number (○total leaves △-survival leaves □-inver leaves ▲quter leaves ●fallen leaves) with growth of cabbage.

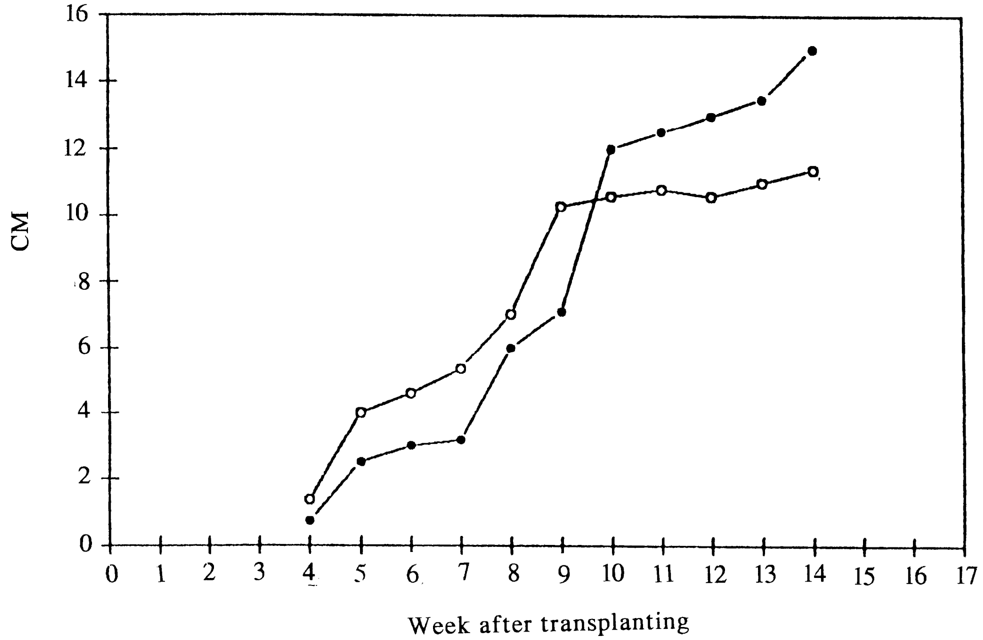


圖2：甘藍生長期球縱徑(○)球橫徑(●)之變化

Fig2：The change of head height(○) and head width (●) with growth of cabbage.

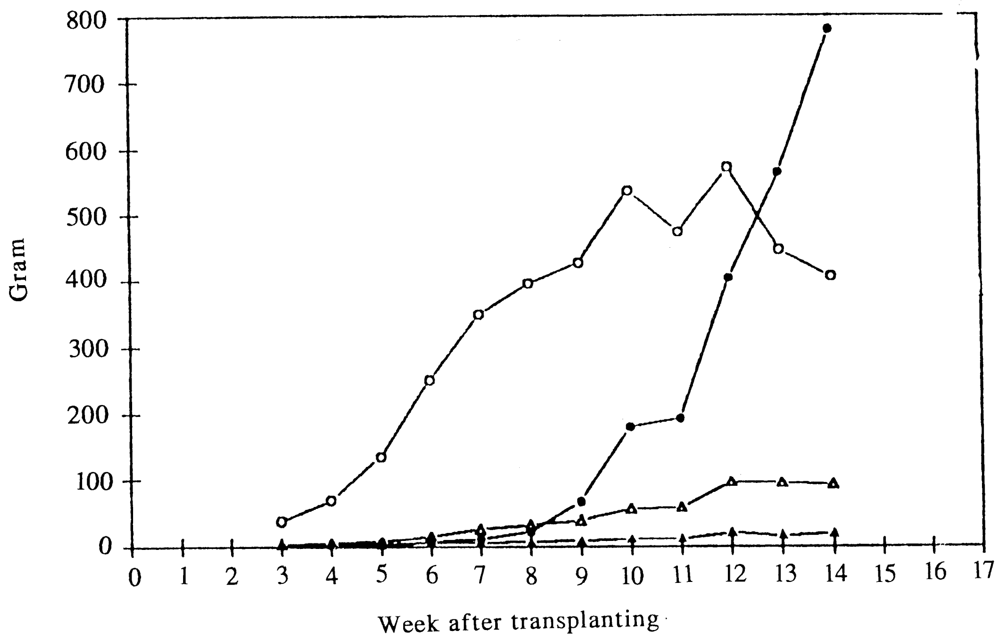


圖3：甘藍生長期內葉(●)外葉(○)莖(△)根(▲)鮮重變化

Fig3：The change of fresh weight of inner leaves(●) outter leaves(○shoot (△) root(▲) with growth of cabbage.

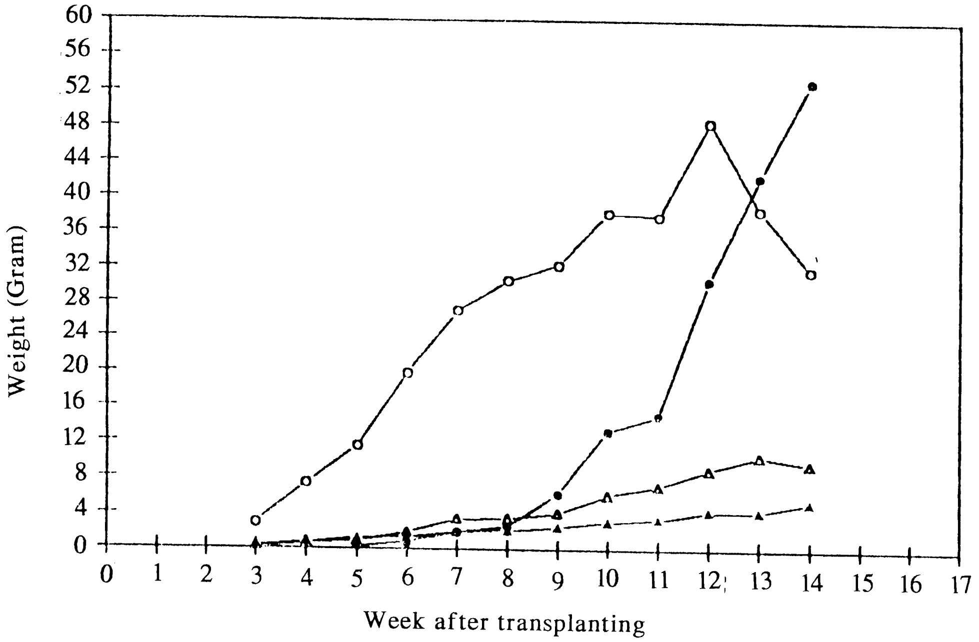


圖4：甘藍生長期內葉(●)外葉(○)莖(△)根(▲)乾重變化

Fig4：The change of dry weight of inner leaves(●) outer leaves(○)shoot (△) root(▲)with growth of cabbage.

型之分區結構，分成原套，亞外套，中央母細胞區形成層狀細胞區和肋狀分生組織區。原套與前期相似，亞外套細胞層數增多，中央母細胞區與前幾期無大變化。形成層狀細胞區是中央母細胞和肋狀組織間的一區呈形成層狀，形成層狀細胞在此期極活躍，進行橫向分裂，使髓部直徑增加，並把已產生之葉原基推向外圍，結球期之頂端結構分成四區，原套、亞外套及中央母細胞區與前期相似，而形成層狀細胞與肋狀分生組織共同組成一區，此區排列整齊，且少有橫向分裂，而葉基體之生長亦較不顯著，結球後期則頂端變得平坦。結球期，肋狀分生組織縱向延長大於橫向延長，而認為是花芽形成之徵兆(3)。

甘藍苗期，結球初期及結球末期之莖頂解剖如圖5、6、7所示，甘藍結球始期和白菜類似，可見形成層狀細胞區，與增加頂端寬度有關，此期內葉快速發生為形成葉球之先決條件。因此栽培上此段時期是關鍵期，需供給足夠水分與養分，才能收得葉球。

甘藍結球發育過程糖含量之變化

筆者分析甘藍結球發育過程中各部位酒精可溶性糖含量之變化，結果如圖8所示，根之糖含量變化不大，外葉之含量較根多，但含量變化不大，內葉則於定植第五週開始增加，第七週後快速增加，且含量大於外葉，此時期為內葉分化期，而後隨著葉球之形成，則糖之含量亦急速增加，因此莖球為儲藏糖之器官。Hara等利用$^{14}CO_2$追蹤亦證明外葉是光合作用之進行器官，而內葉是糖之貯存器官，甘藍能否結球決定於能否將糖運貯於內葉，若氮肥過多，光照不足或溫度太高，則^{14}C不易運至內葉而影響結球，故結球過程中如何使內葉糖含量增加為結球之必要因子(15,18)。

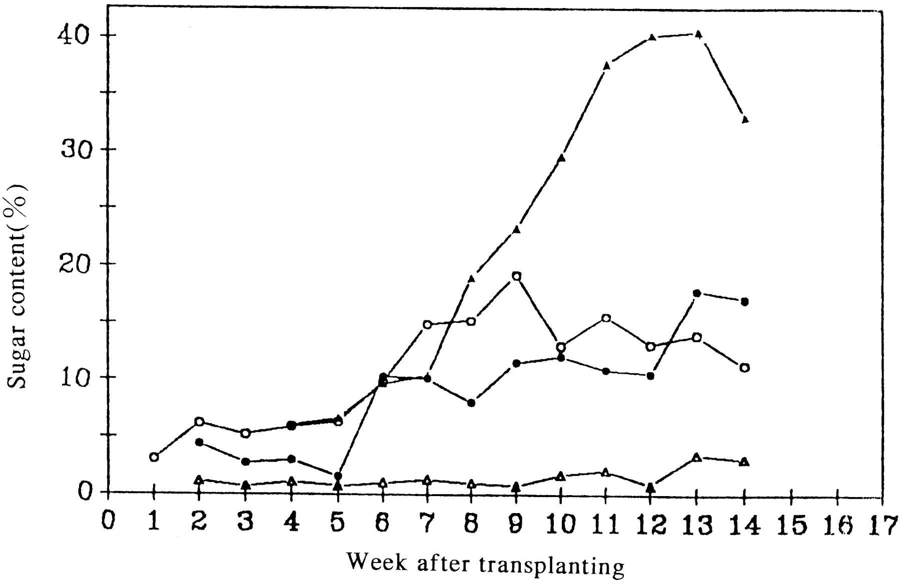


圖8：甘藍生長期內葉(●) 外葉(○)莖(△) 根(▲) 糖含量變化

Fig4：The change of dry weight of inner leaves(●) outer leaves(○)shoot (△) root(▲)with growth of cabbage.

影響結球之因子

結球葉菜類之生長模式與果菜類類似，莖球爲糖之貯藏器官，而外葉爲光合作用之器官，因此影響外葉之生育及光合作用，及糖之運送貯運均會影響葉球之形成與大小。關於影響結球之因子有多位學者從事此方面之研究，今歸納如下：

一、子葉對結球之影響

安志信等1990以結球白菜爲材料，探討子葉對幼苗及產量之影響(1)。於1葉期、3葉期、5葉期摘除子葉，結果顯示葉球重量減少15.35～23.86%，且子葉越早摘除者影響越大，故幼苗期摘除子葉即會影響有效葉數，進而影響葉球葉片之重量，因此子葉在種子內是養分的貯藏器官，萌發出土變綠後即進行光合作用，而爲第一個同化器官。結球白菜摘除子葉不但影響地上部，亦影響根系之生長，故栽培上使子葉的葉面積加大及促使茁壯生長，均會影響結球產量。

二、水分對結球之影響

結球菜類外葉生長發育後，葉片內屈形成鉤才開始結球，葉片之硬挺是葉片形成鉤而後結球之先決條件。亞洲蔬菜研究發展中心郭忠吉等人研究結球白菜之耐熱生理，認爲耐熱品種是當結球過程，因低滲透層而使水分往內葉運送造成葉片之硬挺(26)。耐熱品種並有較厚之葉片，其葉綠體含量較高，且氣孔較少，因而水分之失去較少而能結球。而耐熱品種根系發育較好，其根／莖比較大，因而對水之利用率較高，尤其在結球初期鉤狀形成時，水分之利用率比光合作用能力更重要。

高溫結球障礙常伴隨乾旱障害，因溫度高，蒸散快，若根群吸水力不夠或水分無法運至內葉，葉片無法直立內屈形成鉤，而無法結球，因此栽培結球葉菜類在結球轉變期水分之供應與利用極爲重要。

三、無機養分對結球之影響

爲了解各種養分在甘藍結球扮演之角色，Hara等人進行一系列試驗。甘藍結球對巨量元素之需求性爲N>Ca>K>Mg>P>S，且缺乏任一元素均無法結球(11,12,13)。對微量元素之需求性則是B>Fe>Mn,Mo，缺乏時對結球影響不大，但可由外葉見其症狀，缺硼則結球影響極大，因此硼在結球扮演重要之角色(7,8,9,10)。

甘藍不同生長時期對無機養分之需求，磷只需在第二期供應即足夠其結球，硫則需於育苗期供應。鉀則在育苗期供應充足外，因鉀對球之緊密度有關，故內葉分化期即結球初期尙需供應。鈣對甘藍結球極重要，又其移動性少，因此整個生長期均需供給才不會有缺鈣症狀產生(25,27,28)。氮亦是甘藍結球之重要元素，尤其右外葉快速生長及內葉分化期均需要極多，因此球之發育前需有充足之氮。

甘藍生長發育中，定植後外葉發育期對養分需求最重要，在球肥大期再施肥，植物已無

法吸收利用，故甘藍栽培追肥定在內葉分化後，球肥大前施用完畢。

無機養分之平衡亦影響甘藍結球。氮肥尙需配合硫才能被利用。鈣與鎂之比在5-20之間時，外葉鈣含量高則結球產量高，若鎂濃度太高則會抑制鈣之吸收而造成缺鈣。

氮爲甘藍結球極重要之元素，但尙需配合充足糖之累積才有利於結球，氮肥過多時，則能源消耗於氮之代謝而影響糖之累積，進而影響結球產量。因此氮肥適當時，碳／氮比爲10，可得高產之球[14,15]。

故甘藍栽培上，除了適當時期施肥外，尙需注意無機養分間之均衡，才有利於結球。

四、外葉對結球之影響

Hara等除去甘藍外葉探討其對結球之影響，結果當外葉除去時，糖之合成受到阻礙而無法蓄積，故影響球之形成。當除去部份外葉，則內葉鬆開而補充光合作用能力，但仍減低球重量。故健康且光合作用能力强之外葉，有利於球之形成[17,21]。

五、遮陰對結球之影響

Hara等以不同遮陰配合氮肥量探討其對甘藍結球之影響，結果光照强且氮肥適當，結球最大。光線弱氮肥又過量時，結球產量降低最多，因光合作用不足下，氮肥太多則氮肥代謝受阻，而糖無法貯運而影響結球。設施內栽培結球葉菜類，因光照不足，尤需注意氮肥之施用量[15]。

六、斷根對結球之影響

加藤等人研究甘藍斷根對結球之影響，斷根可以促進葉子之向上性及內葉之捲曲，但並未促進結球，而且斷根越晚，則外葉數減少越多，斷根程度越大，亦使外葉數減少越多，但結球較早，因此根產生cytokin，斷根會影響荷爾蒙平衡而使葉之屈性改變，但根吸收養分受抑制則會影響結球[22]。

七、生長素對結球之影響

伊東等以1%NAA塗抹白菜葉片，塗於葉尖表面者，葉片展開[20]，而塗於葉基或葉背則葉可彎曲生長，證明生長素之運送與結球有關。但之後少有學者從事此方面之研究，僅知生長過程外側老葉auxin含量少，而葉球之含量增加，而生長點及葉之部位auxin及GA含量增加，因此生長素與內葉快速生長有關，但其對結球之影響則需進一步探討之。

結　論

結球葉菜類自播種至結球採收共分四個時期，幼苗期，外葉發育期，內葉分化期及球肥大期。外葉爲光合作用器官，球爲糖之貯藏器官，因此無機養分、子葉、外葉、光照、溫度均會影響球之形成與肥大，氮肥及鈣對甘藍結球影響極大，整個生育期均需充足供應，磷、

硫、鎂則在初期發育及外葉生長期供應即足夠球之發育，鉀除了早期供應外，內葉分化期供應可提高球之緊密度。

糖之同化與累積決定結球之因子，外葉爲光合作用器官，即糖之同化處，健康之外葉，充足之養分、水分才有充足之糖可運至葉球貯藏。

台灣夏季甘藍、白菜結球障礙問題之克服，由生理上了解高溫下對各種養分、水分吸收情形，不同生長期對高溫之反應，及高溫下糖之合成、代謝及貯藏，進而由遺傳上探討控制結球之基因表現，找出與生理相關之選拔指標，以解決夏季栽培結球菜類之困難。

參考文獻

1.安志信、鞠珮華、部官常 1990 大白菜子葉光合功能及其對幼苗和產量的影響 園藝學報 17(4)288-292。

2.李家文 1983 中國的白菜 農業出版社 北平 pp

3.陳 機 1984 大白菜形態學 科學出版社 北平 pp116

4.台灣省政府農林廳 1991 80年台灣農業年報 80-83

5.Hanson, J.B. 1983 The role of calcium in plant growth. In Randall, P.D., D.G Blevins and R. Larsored. Current topics in plant biochemistry and physiology Vol I. 1-24

6.Hara, T., Y. Sonoda and I. Iwai 1976 Growth responses of cabbage plants to tra nsition elements under water culture conditions. I. Titanium, vanadium, chromium , manganese and iron. Soil Sci Plant Nutr. 22:307-315.

7.Hara, T., Y. Sonoda and I. Iwai 1976 Growth responses of cabbage plants to transition elements under water culture conditions. II. cobalt, nickel, copper, zinc and molybdenum. Soil Sci. Plant Nutr, 22:317-325.

8.Hara, T., Y. Sonoda., and I. Iwai. 1977 Growth responses of cabbage plants to lithium, sodium, and rubidium under water culture conditions. Soil Sci. Plant Nutr. 23:531-539.

9.Hara, T., T. Tanaka, Y. Sonoda and I. Iwai 1977 An interaction between magnesium and calcium in cabbage nutrition. J. Japan Soc. Hort. Sci. 46:189-192.

10.Hara, T. and Y. Sonoda, 1979 Comparison of the toxicity of heavy metals to ca bbage growth, Plant Soil. 51:127-133.

11.Hara, T. and Y. Sonoda, 1979 The role of macronutrients for cabbage-head for mation. (Preliminary report). Growth performance of a cabbage plant, and potassium nutrition in the plant. Soil Sci. Plant Nutr. 25:103-111.

12.Hara, T. And Y. Sonoda, 1979. The role of macromtrients for cabbage-head fo rmation. I Contribution to cabbage-head formation of nitrogen, phosphorus, or potassium supplied at different stages. Soil Sci. Plant Nutr. 25:113-120.

13.Hara, T. and Y. Sonoda. 1981 The role of macronutrients for cabbage-head for mation, II. Contri-

bution to cabbage-head formation of calcium, magnesium, or sul fer supplied at different growth stages. Soil Sci. Plant Nutr.27:45-54.

14.Hara, T., T. Kizawa and Y. Sonoda. 1981. The role of macronutrients in cabba gehead formation III. Cabbage-bead development as affected by nitrogen and light. Soil Sci. Plant Nutr. 27:177-184.

15.Hara, T. and Y. Sonoda, 1981. The role of macronutrients in cabbage-head for mation. IV Effects of nitrogen supply or light intensity on the growth and the $^{14}CO_2$ and NH_3-N assimilation of cabbage plants Soil Sci Plant Nutr. 27:185-194 .

16.Hara, T., K. Sugimoto and Y. Sonoda. 1981 Nutritional relationship between nitrogen and sulfer in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) J. Japan Soc. Hort. Sci 50:60-65.

17.Hara, T., A. Nakagawa and Y. Sonoda. 1982 Effects of nitrogen supply and removal of outer leaves on the head development of cabbage plants. J. Japan Soc. Ho rt. Sci. 50:481-486.

18.Hara, T. and Y. Sonoda. 1982 Cabbage-head development as affected by nitrogen and temperature. Soil Sci. Plant Nutr. 28:109-117.

19.Harrison, H.C. and E. L. Bergman. 1981 Calcium, magnessium and potassium interrelationships affecting cabbage production. J. Amer. Soc. Hort. Sci 106(4):500 -503.

20.Ito, H. and T. Kato. 1957 Studies on the head formation of chinese cabbage. Histological and physiological studies of head formation. J. Japan Soc. Hort. Sci . 26:154-162.

21.Kato, T. and A. Sooen 1978 Physiological studies on the head formation in cabbage. I. Effect of defoliation of wrapper leaves on the head formation posture J. Japan. Soc. Hort. Sci. 47:351-356

22.Kato, T and A. Sooen 1979 Physiological studies on the head formation in cabbage. II. Effect of root pruning on the head formation posture. J. Japan Soc. Ho rt Sci 48:26-30.

23.Kato, T. and A. Sooen 1980 Physiological studies on the head formation in cabbage. III Role of terminal bud in the head formation posture. J. Japan Soc. Hor t. Sci. 48:426-434.

24.Kato, T. 1981 The physiological mechanism of heading in chinese cabbage. In Talekar, N.S. and T.A. Ginggsceds, Chinese cabbage. Proc. First Intl. Symp. AVRDC. Shanhua, Taiwan. 207-215.

25.Kuo, C. G., J. S. Tsai and R. J. Chen 1981 Tipburn of chinese cabbage in relation to calcium nutrition and distribution. Scientia Horticulturae. 14:131-138.

26.Kuo, C. G., B. J. Shen, H. M. Chen, H. C. Chen and R. T. Opeira 1988 Associations between heat tolerance, water cansumption, and morphological characters in chinese cabbage. Euphytica 39:65 -73.

27.Maynard, D. N., B. Gersten and H. F. Vernell. 1965 The distribution of calcium as related to internal tipburn, rariety and calcium nutrition in cabbage. Pro. Amer. Soc. Hort. Sci. 86:392-396.

28.Palzkill, D. A., T. W. Tibitts and P. H. Williams. 1976 Enhancement of calcium transport to inner leaves of cabbage for prevention of tipburn. J. Amer. Soc.H ort. Sci. 101:645-648.

Summary

Cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *Capitata.* L.), chinese cabbage (*Brassica* rapa L. pekinensis group), lettuce (*lactuca sativa* L.)are the important members among the leafy vegetables. Physiologically they are different from others in having the characteristics to form the leafy " head". The head starts to form at the growth stage when a certain number of outer leaves have developed. The characteristics of outter leaves are different from the inner ones, which compose the head. Outer leaves have the function to perform photosynthesis, while sugars are accumulated in the inner ones as the storage. The growth process of these leafy vegetables with the "head" tends to resemble to that of fruit vegetables.

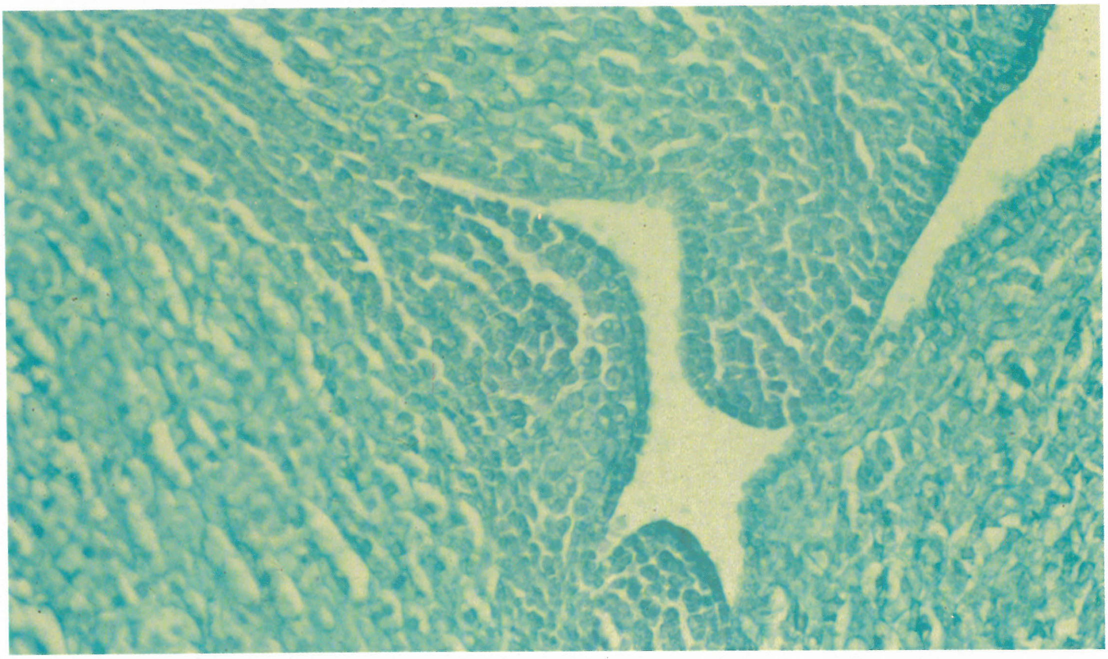
There are four growth phases of heading vegetables from sowing to heading and harvesting. The first phase is the initial growth phase or seedling stage, the second is the outer leaves expansion phase, the third is the inner leaves diff erenciation phase, or the head formation stage, and the fourth is the head development phase.

Morphologically changes of leaf shape and leaf area promoth epinasty ofthe leaves and head formation. Anatomic observation also showed morphological changes of meristem at early stage of heading.

There are several factors affecting head formation and development. Such as inorganic nutrient, water consumption, light and temperature. Partial removal of outer leaves result in poor development of the head since they are the photosynthetic organ. Head yield decreases with the decrease of light intensity, and temperature higher than 20℃ results in low rate of head growth.

Large amount of introgen and calcium is required for the growth during the whole life cycle; potassium is required at 1 st and 3rd growth phase; phosphorus, magnesium and sulfur are required during the early growth phases. Excess introgen offect head formation, the content of introgen in outer leaves being 2-3% and the c/v ratio between 5 and 15 are favorable for head development.

Through the understanding of the mechanism in physiology of head formation, technics in the cultivation of heading leafy vegetable may then be improved, and indics of selection for breeding be gotten.



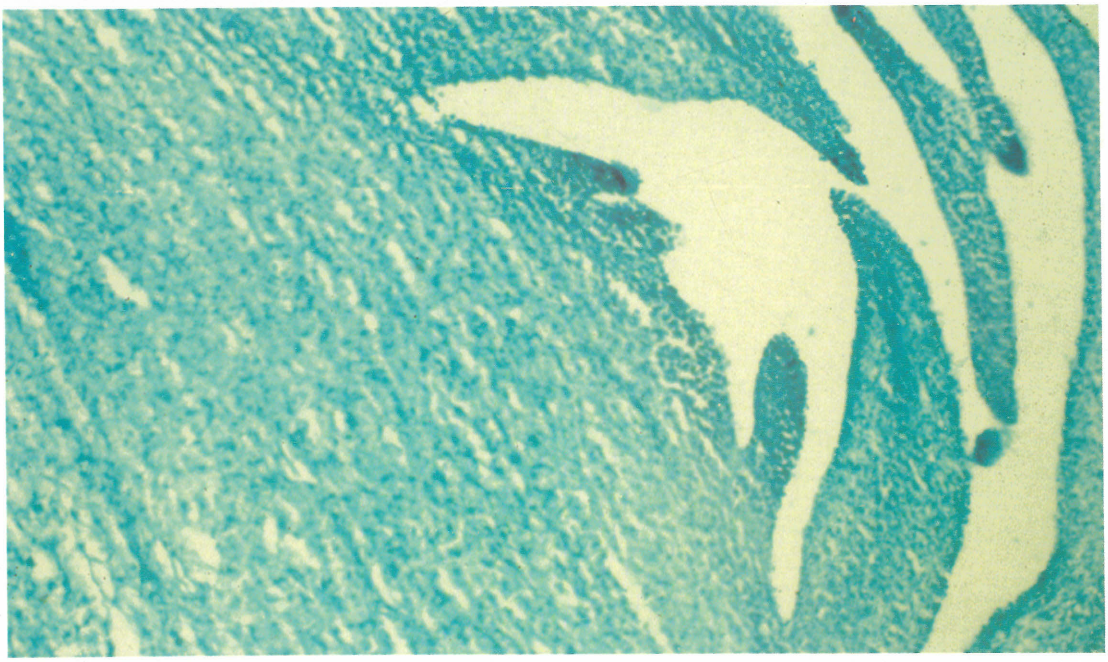


圖 5. 甘藍苗期莖頂解剖構造

Fig 5. Anatomy morphology of meristem of cabbage seedling.

圖 6. 甘藍定植後7週莖頂解剖構造

Fig 6. Anatomy morphology of meristem of cabbage in 7 weeks after transplanting.

5/6

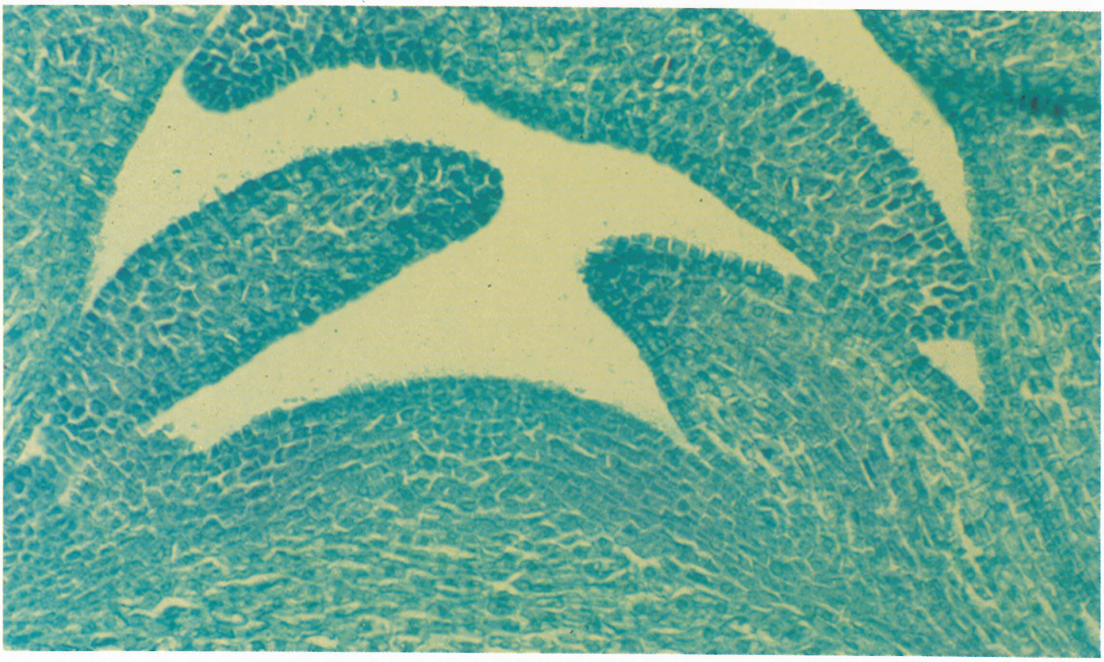


圖 7.　甘藍定植後10週莖頂解剖構造

Fig 7.　Anatomy morphology of meristem of cabbage in 10 weeks after transplanting.